DOI:10.11931/guihaia.gxzw202407010

茉莉酸甲酯诱导马尿泡根系分泌物的差异含量及分析

孟静[1]，叶星[1]，林鹏程[1]，杜和艳[1]，胡星强[1]，曹雪叶[1]，
王环[2]，师生波[2]，沈建伟[2]，周党卫[1，2*]
（1. 青海民族大学 药学院，西宁 810007；2. 中国科学院西北高原生物研究所，高原生物适应与进化重点实验室，西宁 810008）

摘 要：马尿泡是一种濒危高山植物，产于青藏高原，托烷类生物碱为主要活性成分。马尿泡的根、种子和全草都可入药，具有重要的药用价值。为探究茉莉酸甲酯诱导下马尿泡根系分泌物的变化，研究采用 LC-MS/MS 非靶向代谢组学技术对 0、150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3 d 和 7 d 的马尿泡根系分泌物进行分析。结果表明：（1）在 0、150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3 d 和 7 d 后，马尿泡根系分泌物含量具有明显差异。（2）与空白处理相比，150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理后，根系分泌物数量明显增加。（3）马尿泡根系分泌物主要参与的 KEGG 通路有α-亚麻酸代谢通路、植物激素信号转导通路和赖氨酸生物合成通路。综上认为，茉莉酸甲酯诱导影响了马尿泡根系的代谢，改变了马尿泡根系分泌物的含量和数量。研究通过非靶向代谢组学分析，初步揭示了参与马尿泡根系应答茉莉酸甲酯诱导分泌的关键代谢物，为进一步了解在茉莉酸甲酯诱导下高山植物根系分泌物的变化及代谢机制提供理论依据，也为马尿泡资源的延续提供了新思路。

关键词：马尿泡，根系分泌物，茉莉酸甲酯，非靶向代谢组学，代谢途径

中图分类号：Q946.8　　　　**文献标识码：**A

Differential content and analysis of methyl jasmonate induced root exudates in *Przewalskia tangutica*

MENG Jing[1], YE Xing[1], LIN Pengcheng[1], DU Heyan[1], HU Xingqiang[1], CAO Xueye[1], WANG Huan[2], SHI Shengbo[2], SHEN Jianwei[2], ZHOU Dangwei[1,2*]
（1. *School of Pharmacy, Qinghai Minzu University*, Xining 810007, China; 2. *Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota (AEPB), Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences*, Xining 810008, China）

Abstract: *Przewalskia tangutica* is an endangered alpine plant, found in the Qinghai-Tibet Plateau, contains tropane alkaloids as its main active ingredients. The roots, seeds and whole herb

基金项目：青海省创新实验平台项目（2023-ZJ-Y20）；青海省创新实验平台项目（2023-ZJ-Y20）；青海省特派员专项（2024-1-NCC-0024）。

第一作者：孟静（1993—），硕士研究生，研究方向药用植物研究，（E-mail）15508053103@163.com。
[*]**通信作者：**周党卫，博士，教授，研究方向植物分子生物学研究，（E-mail）dangweizhou@sina.com。

of *P. tangutica* were used in medicine and hold significant medicinal value. The study was conducted to analyze the changes in the root exudates of *P. tangutica* induced by methyl jasmonate. The plants were treated with 0, 150 μmol·L^{-1} methyl jasmonate for 3 d and 7 d, and the root exudates were analyzed using the non-targeted metabolomics technique of LC-MS/MS. The results were as follows: (1) There was a significant difference in the content of root exudates from *P. tangutica* after 3d and 7d treatments with 0, 150 μmol·L^{-1} methyl jasmonate. (2) The amount of root exudate increased significantly with the 150 μmol·L^{-1} methyl jasmonate treatment compared to the control. (3) The KEGG pathways mainly involved in the root exudates of *P. tangutica* were alpha-Linolenic acid metabolism pathway, plant hormone signal transduction pathway and lysine biosynthesis pathway. In summary, it was concluded that the induction of methyl jasmonate affected the metabolism and changed the content and quantity of induced exudates in the root system of *P. tangutica*. Through non-targeted metabolomics analysis, the study preliminarily reveals the key metabolites involved in the root exudate response to methyl jasmonate of *P. tangutica*, which provides a theoretical basis for further understanding of the changes in root exudate and metabolism mechanism of this alpine plant under methyl jasmonate. In addition, the results also offer a new way of thinking on the continuation of the resources.

Key words：*Przewalskia tangutica*, methyl jasmonate, root exudate, non-targeted metabolomics, metabolic pathway

青藏高原是世界上海拔最高的高原，被誉为“世界屋脊”（Zhang et al., 2014）。近几十年来，由于高原植物种群数量减少、病虫害增加、适宜生境退化及土壤中的重金属含量上升等问题，使得濒危植物灭绝率增加（Zhong et al., 2019；杨小俊等，2024）。研究发现，在青藏高原低温、干旱和重金属的影响下会抑制高山植物根系的生长，减少根系分泌物的合成（梁天豪等，2024；冉凤霞等，2024）。如干旱胁迫抑制了锦鸡儿（*Caragana sinica*）根系活性，使根系分泌物含量减少（邱权等，2013）。把德功等（2024）发现砷下调了青稞（*Hordeum vulgare* var. *coeleste*）根系分泌物质的能力，对青稞幼苗的生长产生了负面影响。除此之外，高山植物也易受到生物胁迫，如高山动物的啃食、害虫、寄生虫或微生物病原体等对植物的反复攻击，而导致根系分泌物的组分不稳定（谢正新等，2023；唐双龙等，2024）。陈冬明等（2016）发现重度放牧降低了垂穗披碱草（*Elymus nutans*）根系分泌速率，影响了植物生长。可见，根系分泌物通过响应外界环境变化，对植物生长造成影响。由于植物根系分泌物成分复杂、收集困难且极易受到生物及非生物的干扰和伤害，难以准

确鉴定出根系分泌的有效组分（Ahlawat et al., 2024）。有研究者发现，利用溶液培养收集根系分泌物，减少了生物和极端环境对植物根系分泌物的影响（Paterson et al., 2005）；改善了土壤对根系分泌物难以收集的特点，有助于了解根系分泌物组分，增加资源可用性（王占义等，2010；Baetz ＆ Martinoia et al., 2023）。李彦林等（2024）利用水培收集法采集了 3 种高寒草甸植物根系分泌物中的有机酸，明确了有机酸的含量及数量。因此，采用溶液收集法能够更好地控制无菌条件，明确根系分泌组分（Ma et al., 2022；李佳佳等，2023）。

茉莉酸甲酯作为一种天然植物激素，具有环保、无毒无害、广谱等优点，广泛应用于农业生产及植物保护等方面（Ramachandra＆Ravishankar, 2002；陈晨等，2023）。在植物细胞中具有诱导信号转导的作用，能够参与调控植物的激素水平，刺激植物次生代谢产物的生物合成，提高植物自身防御，保护植物资源，因此被认为是非常有效的诱导子（Yu, 2019；Vaezi et al., 2022；Faroza et al., 2023）。王晨舒等（2024）研究发现，茉莉酸甲酯浓度及处理时间具有临界点，在临界点之内表现出正向激发作用，超过临界点诱导作用会逐渐减弱；宾金华和潘瑞炽（1998）发现 100 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 的茉莉酸甲酯会抑制花生（*Arachis hypogaea*）中淀粉酶的活性；张翠平（2017）发现与 14、28 d 处理相比，茉莉酸甲酯对颠茄（*Atropa belladonna*）处理 7 d 后代谢物含量明显增加；王建伟等（2022）发现甘薯（*Dioscorea esculenta*）在 150 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 茉莉酸甲酯处理后可溶性糖含量显著提高，在 0、225 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 处理后含量降低；杨楠（2019）发现可溶性糖在茉莉酸甲酯处理 3 d 后的含量高于其他处理时间；Rasi 等（2024）发现 150 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 的茉莉酸甲酯增加了曼陀罗（*Datura stramonium*）根中东莨菪碱和阿托品的产量，而在 300 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 的茉莉酸甲酯诱导下则产生了不利影响。可见，使用适宜的浓度和时间能够改变植物化合物的积累，减少药用植物的生产成本，有利于解决自然资源短缺的问题（Wen et al., 2023）。目前，有很多在茉莉酸甲酯诱导下植物生理的相关报道，而根系分泌物作为植物根系固有的生理功能，极少有茉莉酸甲酯对其分子作用机制的研究。因此，在茉莉酸甲酯处理下了解根系分泌物有效成分的变化，对植物资源保护有着重要作用。

马尿泡（*Przewalskia tangutica*）茄科植物，为高山砾石滩生态系统的代表性物种，最早记载于藏医经典《四部医典》是一种传统藏药。主要分布于甘肃、青海、新疆、四川、西藏以及阿尔金山沙地，常生长于青藏高原海拔 3 200~5 000 m 的高山砂砾及干旱草原地区。它的主要活性成分是托烷类生物碱，具有镇痛、解痉、消肿的功效，临床上可治疗挛性疼痛、疮毒、癌瘤和皮肤病等（贡磊磊和冯欣，2019）。由于托烷类生物碱的获取完全来源于天然植物，马尿泡中含有较高的生物碱而被过度采伐，已于 2009 年被列为二级濒危藏药用植物

（武颖，2023）。因其分布区域狭窄、野外植株数量少、生境气候环境恶劣、再生能力弱、资源锐减，目前正考虑将马尿泡列入一级濒危藏药名录（汪松和解焱，2004；武颖，2023）。由于马尿泡侧重于组培、化学成分与药理活性方面的研究，几乎没有对其根系分泌物的研究报道且马尿泡资源正处于紧缺状态，在自然界中数量有限。因此，了解马尿泡根系分泌物组分，探究茉莉酸甲酯诱导下关键分泌物的变化，对于马尿泡资源延续具有重要意义。本研究以无菌溶液培方式下的马尿泡根系为研究对象，采用非靶向代谢组学 LC-MS/MS 方法，通过分析 0、150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3、7 d 后马尿泡根系分泌物的变化。拟探讨以下问题：（1）马尿泡根系分泌物中主要成分的作用；（2）茉莉酸甲酯处理下对马尿泡根系分泌物代谢机制的影响。

1　材料与方法

1.1 试验材料

马尿泡于 2023 年采集于青海果洛州玛沁县（98°00′—100°56′ E、33°43′—35°16′ N，平均海拔为 4 100 m）。从马尿泡囊泡中选取出颗粒饱满，大小均匀，形态特征完好且未遭虫害病害的马尿泡种子，保存与 4 ℃冰箱中备用（标本号：X23051136）存放于西北高原生物研究所。

1.2 马尿泡无菌苗培养

参照雷天翔等（2015）的方法，将种子在 250 mg·L^{-1} 的赤霉素浸泡 24 h，用 75%的乙醇和 2.5%的次氯酸钠进行消毒处理。并点播在 100 mL MS 固体培养基的组培瓶中，每瓶 6 粒，共 720 株（黑暗培养 14 d，温度 25 ℃；在 3 000 lx 光照条件下培养 4 个月，温度 25 ℃，24 h 培养）。

1.3 根系分泌物收集及处理方法

将生长 4 个月的马尿泡无菌苗移植到 100 mL 霍格兰溶液中，每瓶培养液中放入 5 株。吸取 10 μL 茉莉酸甲酯原液 456 μL 无水乙醇助溶，配置成 150 μmol·L^{-1} 培养液，用 1 mL 无菌注射器吸取并涂抹在植株上，每隔 1 d 涂抹两次（4 个样本组，5 瓶为一组重复 6 组为一个样本组，每个样本组有 180 株）。对收集的根系分泌物用旋转蒸发仪（温度 45 ℃，转速 66 r·min^{-1}）浓缩约 1 mL，并用 0.22 μm 水系滤膜过滤。将 100 μL 液体样本移液至 1.5 mL 离心管中，加入 400 μL 乙腈∶甲醇=1∶1 和含 0.02 mg·mL^{-1} L-2-氯苯丙氨的内标提取液，涡旋 30 s，低温超声提取 30 min（5 ℃，40 kHz）后，将样品静置于-20 ℃冰箱中 30 min。再用 4 ℃ 低温离心机以 13 000 *g* 离心 15 min 移取上清液，将上清液用氮气吹干，并重新溶

解于 100 μL 乙腈：水=1：1 复溶液。低温超声萃取 5 min（5 ℃，40 kHz），在 4 ℃离心机离，将上清液通过 0.22 μm 滤膜滤过，并转移至进样瓶中上机分析。

1.4 LC-MS/MS 分析

色谱条件：HSS T3 色谱柱型号为 100 mm × 2.1 mm i.d.,1.8 μm，流动相 A 为 95 % 水+5 % 乙腈（0.1 % 甲酸），流动相 B 为 47.5 % 乙腈+47.5 % 异丙醇+5 % 水（0.1 % 甲酸）。流速为 0.40 $mL\cdot min^{-1}$，柱温为 40 ℃。

质谱条件：质量扫描范围为 70~1 050 $m\cdot z^{-1}$；鞘气流速为 50 $L\cdot h^{-1}$；辅助气流速为 13 $L\cdot h^{-1}$；辅助气加热温度为 425 ℃；正模式喷雾电压为 3 500 V；负模式喷雾电压为-3 500 V；离子传输管温度为 325 ℃；归一化的循环碰撞能为 20 V~40 V~60 V。一级分辨率为 60 000；二级质谱分辨率为 7 500；采用 DDA 模式采集数据。

1.5 代谢物鉴定

上机完成之后，LC-MS 原始数据导入代谢组学处理软件 Progenesis QI (Waters Corporation，Milford，USA)进行基线过滤、峰识别、积分、保留时间校正、峰对齐，最终得到 1 个保留时间、质荷比和峰强度的数据矩阵，同时将 MS 和 MSMS 质谱信息与代谢公共数据库 HMDB (http://www.hmdb.ca/) 和 Metlin (https://metlin.scripps.edu/) 以及上海美吉生物技术公司自建库进行匹配，得到代谢物信息。

1.6 数据分析

基于美吉云平台（cloud.majorbio.com）进行分析，采用 R 语言中的 ropls 包（Version1.6.2）对主成分进行分析（PCA）和正交偏最小二乘法-判别分析（OPLS-DA），并使用 7 次循环交互验证来评估模型的稳定性。显著差异代谢物的选择基于 PLS-DA 模型得到的变量权重值（VIP）和 Student's *t* 检验 *P* 值确定代谢物为显著差异代谢物。差异代谢物通过 KEGG 数据库（https：//www.kegg.jp/kegg/pathway.html）进行的代谢通路注释，获得差异代谢物参与的通路。Python 软件包 scipy.stats 进行通路富集分析，并通过 Fisher 精确检验获得与实验处理最相关的生物学途径。

2 结果与分析

2.1 马尿泡根系分泌物鉴定

不同处理的马尿泡根系分泌代谢物根据其特性多注释在的 11 种类型中，整体分类上呈现较高的多样性（表 1）。脂质和有机酸化合物在 0 $\mu mol\cdot L^{-1}$ 茉莉酸甲酯处理 3 d 后数量相同，在处理 7 d 后数量分别为 213 和 211 种，所占百分比分别为 22.30%和 22.09%；随着时间的增加而减少。而有机氧化合物和苯系化合物数量随着时间的增加而增多；生物碱、有机

氧、有机杂环及苯丙素等化合物数量变化不明显。在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3 d 后脂质和有机酸化合物数量分别有 201 和 249 种，所占百分比分别为 20.16%和 24.97%，处理 7 d 后的数量分别为 243 和 211 种，所占百分比分别为 23.91%和 20.77%。其中，脂质类、苯丙素和聚酮类及苯系化合物数量随着处理时间的增加而增多；而有机酸及衍生物、生物碱、有机杂环化合物、核苷和核苷酸的数量随着时间的增加而减少；有机氮化合物则没有变化。这表明茉莉酸甲酯的浓度和处理时间对代谢物的积累产生重要影响。

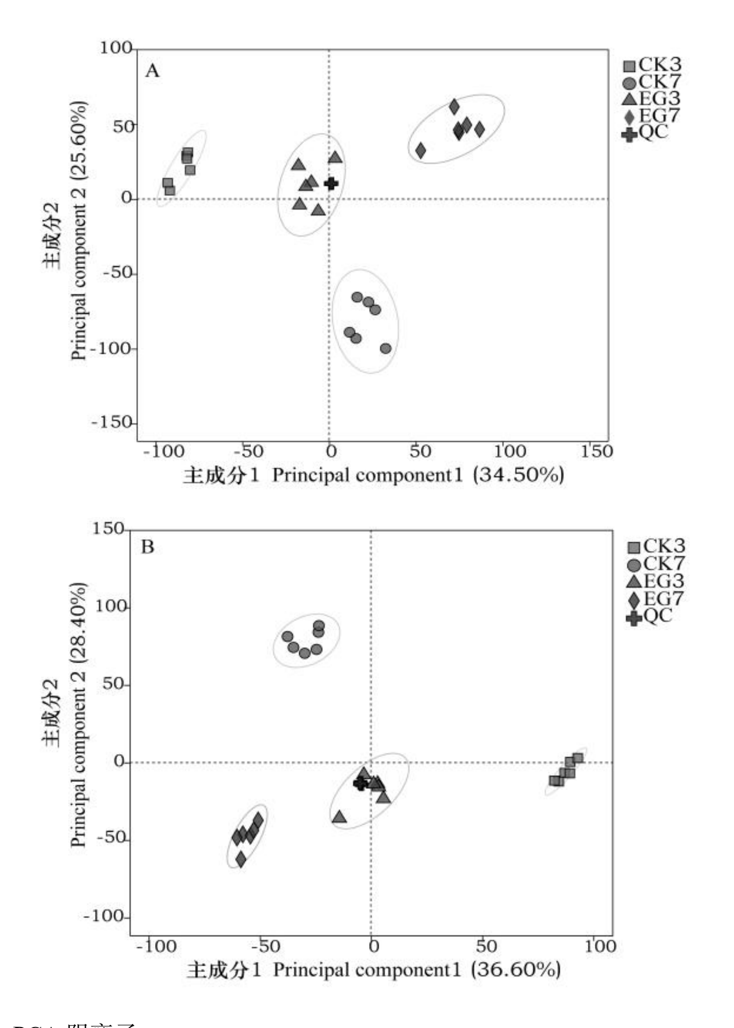
表 1 不同处理下马尿泡根系分泌物的数量

Table 1 Number of root exudates of *Przewalskia tangutica* under different treatments

代谢物类型	数量 Number			
Metabolite type	CK3	CK7	EG3	EG7
脂质和类脂分子 Lipids and lipid like molecules	221	213	201	243
有机酸及其衍生物 Organic acids and their derivatives	221	211	249	211
有机杂环化合物 Organic heterocyclic compounds	139	138	156	143
有机氧化合物 Organic oxygen compounds	107	111	122	120
苯环型化合物 Benzenoids	77	84	90	96
苯丙素和聚酮类 Phenylpropanoids and polyketides	66	67	70	72
其他化合物 Other compounds	29	30	14	38
核苷和核苷酸 Nucleosides and nucleotides	45	49	50	45
生物碱及其衍生物 Alkaloids and their derivatives	32	32	30	29
有机氮化合物 Organic nitrogen compounds	19	20	17	17

2.2 代谢组数据 PCA 分析

主成分分析是一种用于揭示组间差异、总结数据方差及衡量样本变异性的多元方法（Marukatat, 2023）。通过 PCA 对 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3、7 d（EG3、EG7）和 0 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3、7 d（CK3、CK7）后的马尿泡根系分泌物进行分析（图 1）。结果发现 QC 样本的聚类结果表明试验结果稳定可靠，并且样品组内 6 个样品均聚集在一起，表明样品组内的次生代谢物具有较高的相似性。相反，4 个不同处理的马尿泡根系分泌物样本分布于由 PC1 和 PC2 主要成分轴组成的不同区域，表明 4 个样本之间代谢物的类型或相对含量存在显著差异。



A. PCA 阳离子；**B**. PCA 阴离子。

A. PCA cation; **B**. PCA anion。

图 1 马尿泡根系分泌物 PCA 分析

Fig. 1 PCA analysis of root exudates of *Przewalskia tangutica*

2.3 总体差异代谢物分析

为了解不同处理下马尿泡根系分泌代谢物的差异情况，对 EG3、 EG7、CK3 和 CK7 4 个样品组中马尿泡根系分泌物分别进行了比较分析（VIP>1，*P*<0.05）。结果如图 2 所示，在 EG3 vs EG3 的比较组中，马尿泡根系分泌物含量有 468 种上调，有 333 种下调；在 EG7 vs CK7 的比较组中，马尿泡根系分泌物含量有 356 种上调，有 311 种下调；在 EG7 vs EG3 的比较组中，马尿泡根系分泌物含量有 293 种上调，有 391 种下调。说明，茉莉酸甲酯对马尿泡根系分泌物合成既有促进作用，也有抑制作用；但与空白处理相比，受到促进的代谢物要多于受到抑制的代谢物。

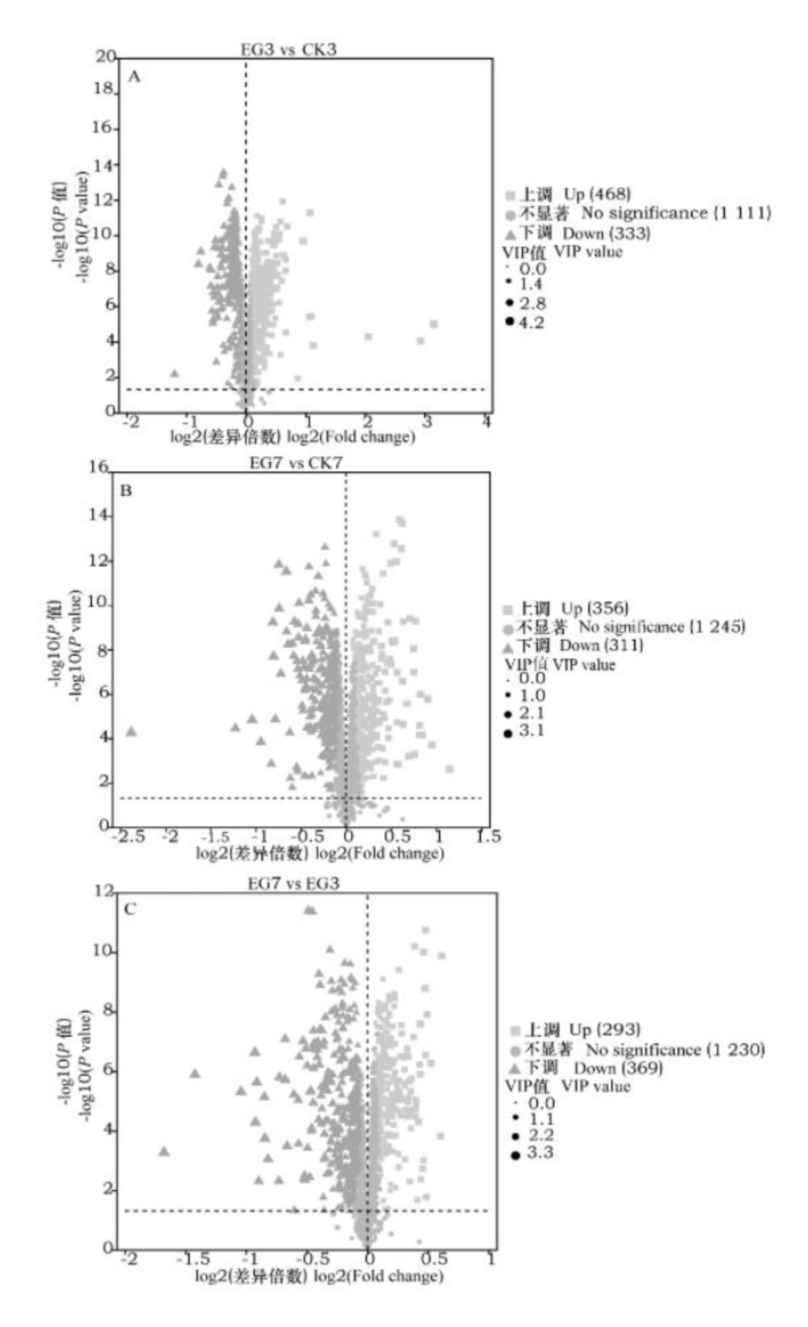


图 2 马尿泡差异代谢物火山图

Fig.2 Volcano plot of differential metabolites in *Przewalskia tangutica*

2.4 差异代谢物的聚类分析

为找出不同处理下马尿泡根系分泌物的差异成分，对不同含量的代谢物建立样本层次聚类树，通过不同组别差异代谢物变化趋势，表明在实验各阶段哪些代谢物发生了变化。如图 3 所示，对马尿泡根系分泌物前 20 种代谢物进行聚类，左侧为代谢物聚类的树状图，右侧为代谢物的名称，上方为样本聚类的树状图，下方为样本的名称，两个分支离得越近，说明它们的含量越接近，不同颜色表示代谢物在该组样本中相对含量的大小。与空白处理样本组相比，6 种代谢物在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3 d 后含量较高，如蔗糖、海藻糖和菊粉

二糖等；8 种代谢物在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 7 d 后含量较高，如升麻素苷、洋地黄毒苷和东莨菪碱等。说明 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 7 d 后差异代谢物的代谢机能更为活跃。

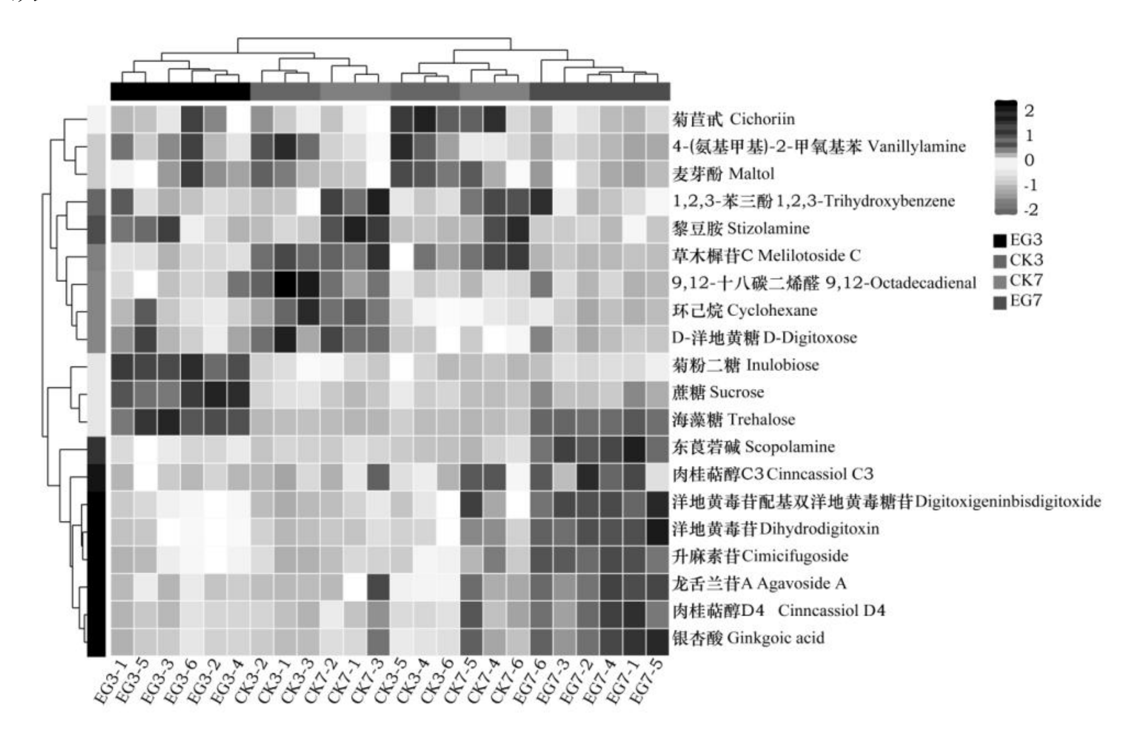


图 3 差异代谢物聚类热图

Fig. 3 Heatmap of differential metabolite clustering

2.5 生物碱关键特征识别、鉴定及含量变化

为了解不同处理下马尿泡根系分泌物生物碱的差异情况，对 EG3、 EG7、CK3 和 CK7 4 个样本组收集到的生物碱进行差异分析。根据变量重性投影 VIP>1 结合一级与二级质谱图信息与实际样品进行比对，采用标准品对特征成分进行定性鉴定及信息确认，筛选出差异代谢物（赵洁等，2024）。本研究重点关注在 OPLS-DA 模型发挥的重要分类作用，并根据 VIP 值的大小及代谢物对样品组间的影响强度和解释能力进行筛选（王卫华等，2022）。共筛选出 13 种生物碱特征成分进行分析（表 2）。可见，在生物碱 13 种特征成分中，托烷类生物碱的特征成分最多，占总数的 38.46 %。其中打碗花精 B2 和东莨菪碱的 VIP 值较大分别为 1.98 和 1.81。根据表 2 可知，东莨菪碱含量随着茉莉酸甲酯浓度和处理时间的增加而增加；而打碗花精 B2 含量则随着茉莉酸甲酯浓度和处理时间的增加而降低。

表 2 生物碱差异代谢物特征及含量成分表

Table 2 Characteristic and content composition table of alkaloid differential metabolites

代谢物	分子式	质荷比	保留时间	VIP 值	加和离子	离子模式	相对含量 Relative content			
Metabolite	Formula	*m/z*	Retention time	VIP value	Adduct ion	Ion mode	CK3	CK7	EG3	EG7

槟榔碱 Arecoline	$C_8H_{13}NO_2$	328.22	3.41	1.26	$[2M+NH_4]$	+	4.88	4.95	4.28	5.35
倒提壶碱 Amabiline	$C_{15}H_{25}NO_4$	316.21	3.17	1.49	$[M+CH_3OH+H]$	+	2.12	3.28	4.59	5.74
红古豆碱 Cuscohygrine	$C_{13}H_{24}N_2O$	225.2	0.67	1.16	[M+H]	+	5.69	6.25	5.83	6.14
仰卧天芥菜碱 Supinine	$C_{15}H_{25}NO_4$	284.19	2.96	1.28	[M+H]	+	5.68	6.36	6.00	6.54
打碗花精 B2 Calystegine B2	$C_7H_{13}NO_4$	351.18	1.95	1.98	[2M+H]	+	6.81	5.20	5.10	4.22
灯笼草碱 Physoperuvine	$C_8H_{15}NO$	300.26	4.3	1.51	$[2M+NH_4]$	+	4.42	5.40	3.75	4.40
惕各酰莨菪碱 Tigloidine	$C_{13}H_{21}NO_2$	224.16	3.44	1.37	[M+H]	+	6.39	7.17	6.85	7.03
莨菪碱 Hyoscyamine	$C_{17}H_{23}NO_3$	290.18	3.26	1.14	[M+H]	+	6.89	7.44	7.49	7.55
芽子碱 Ecgonine	$C_9H_{15}NO_3$	230.1	4.54	1.5	[M+FA-H]	-	4.86	5.66	4.97	4.76
东莨菪碱 Scopolamine	$C_{17}H_{21}NO_4$	304.15	2.66	1.81	[M+H]	+	7.74	7.79	7.82	8.06
石蒜碱 Lycorine	$C_{16}H_{17}NO_4$	320.15	2.71	1.25	$[M+CH_3OH+H]$	+	6.35	6.30	6.25	6.58
天芥菜碱 Heliotrine	$C_{16}H_{27}NO_5$	352.15	2.29	1.25	[M+K]	+	4.76	5.41	5.08	5.14
毛果芸香碱 Pilocarpine	$C_{11}H_{16}N_2O_2$	226.16	1.87	1.86	$[M+NH_4]$	+	6.99	5.57	6.23	5.08

2.6 马尿泡根系分泌物 KEGG 通路分析

代谢途径分析是根据 KEGG 代谢途径数据库采用拓扑学方法（relative-betweeness centrality）将鉴定出的马尿泡根系分泌物映射到 KEGG 通路上进行注释。由表 3 可知，植物激素信号转导、赖氨酸生物合成及α-亚麻酸代谢为马尿泡根系分泌物的显著富集通路。

植物激素信号转导通路中有 7 种代谢物参加，在 EG3 vs CK3 和 EG7 vs EG3 比较组中参与的代谢物有 4 种且含量都为上调；EG7 vs CK7 比较组中参与的代谢物有 5 种，上调的有 3 种，下调的有 2 种。在赖氨酸生物合成通路中注释到的代谢物有 13 种，EG3 vs CK3 比较组中参与的代谢物有 9 种，上调的代谢物有 5 种，下调的有 4 种；EG7 vs CK7 比较组中参与的代谢物有 9 种，上调的代谢物有 8 种，下调的有 1 种；EG7 vs EG3 比较组中参与的代谢物有 5 种，上调的代谢物有 4 种，下调的有 1 种。

α-亚麻酸代谢通路有 12 种代谢物参加，在 EG3 vs CK3 比较组中参与的代谢物有 5 种，上调的代谢物有 4 种，下调的有 1 种；EG7 vs CK7 比较组中参与的代谢物有 8 种，上调的

代谢物有 6 种，下调的有 2 种；EG7 vs EG3 比较组中参与的代谢物有 6 种，都为上调。综上可知，在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3 d 和 7 d 后能够改变参与通路的代谢物，并且在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 7 d 后通路中参与的代谢物明显增加。

表 3 参与 KEGG 富集通路的差异代谢物

Table 3 Differential metabolites involved in KEGG enriched pathways

KEGG 通路 ID KEGG pathway ID	代谢物 Metabolite	调节 Regulate		
		EG3 vs CK3	EG7 vs CK7	EG7 vs EG3
map04075	植物激素信号转导 Plant hormone signal transduction			
	(-)-茉莉酸 (-) Jasmonic acid	上调 Up	下调 Down	—
	茉莉酸异亮氨酸 Jasmonic acid-isoleucine	上调 Up	—	—
	(S)-脱落酸 (S)-Abscisic acid	上调 Up	—	—
	玉米素 Zeatin	上调 Up	上调 Up	上调 Up
	异戊烯腺嘌呤 Isopentenyladenine	—	上调 Up	上调 Up
	3-吲哚乙酸 3-Indoleacetic acid	—	上调 Up	上调 Up
	茉莉酸 Jasmonic acid	—	上调 Up	上调 Up
map00300	赖氨酸生物合成 Lysine biosynthesis			
	2-氨基己二酸 2-Aminoadipic acid	上调 Up	—	—
	二氨基庚二酸 Diaminopimelic acid	下调 Down	—	—
	N-琥珀酰基- 2 -氨基- 6 -酮庚二酸酯 N-succinyl-2-amino-6-ketopimelate	上调 Up	上调 Up	下调 Down
	N6-(L-1,3-二羧丙基)-L-赖氨酸 N6-(L-1,3-Dicarboxypropyl)-L-lysine	下调 Down	上调 Up	—
	四氢双吡啶甲酸酯 Tetrahydrodipicolinate	上调 Up	上调 Up	上调 Up
	氧戊二酸 Oxoglutaric acid	上调 Up	—	—
	2-酮戊二酸 2-Ketoglutaric acid	上调 Up	—	—
	L-天冬氨酸半醛 L-aspartate-semialdehyde	下调 Down	下调 Down	—
	酵母氨酸 Saccharopine	下调 Down	上调 Up	上调 Up
	高柠檬酸 Homocitric acid	—	上调 Up	—
	氧己二酸 Oxoadipic acid	—	上调 Up	上调 Up
	氨基己二酸 Aminoadipic acid	—	上调 Up	—
	天冬氨酸 Aspartic acid	—	上调 Up	上调 Up
map00592	α-亚麻酸代谢 α-linolenic acid metabolism			
	7-表茉莉酸 7-Epijasmonic acid	—	上调 Up	—
	(-)-茉莉酸 (-)-Jasmonic acid	上调 Up	下调 Down	—
	茉莉酸甲酯 Methyl jasmonate	上调 Up	—	上调 Up
	亚麻酸 Linolenelaidic acid	上调 Up	—	—

9-氧代壬酸 9-Oxo-nonanoic acid	下调 Down	—	—
17-羟基亚麻酸 18-17-Hydroxylinolenic acid	上调 Up	上调 Up	上调 Up
十八碳四烯酸 Stearidonic acid	—	上调 Up	上调 Up
十二碳二元酸 Dodecanedioic acid	—	下调 Down	—
愈伤酸 Traumatic acid	—	上调 Up	—
茉莉酸 Jasmonic acid	—	上调 Up	上调 Up
9-氧代壬酸 9-Oxo-nonanoic acid	—	—	上调 Up
12-氧代植物二烯酸 12-OPDA	—	上调 Up	上调 Up

3 讨论

托烷类生物碱作为茄科植物中的有效成分，除了药理作用外，还能够防治虫害，通过抑制害虫的生长发育对植物进行保护（吴琼，2021）。杨怡等（2018）研究发现在茉莉酸甲酯诱导后，颠茄（*Atropa belladonna*）根部的 TR1 和 H6H 基因均有较高的表达水平, 使东莨菪碱和莨菪碱的含量升高（杨怡等，2018）。本研究结果也显示，在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯诱导 7 d 后马尿泡根系分泌物中莨菪碱和东莨菪碱得到积累。说明 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯能够调控马尿泡中 TR1 和 H6H 基因的表达，促进分泌物的积累，从而提高马尿泡的自身防御。Zeng 等（2024）发现打碗花精是通过惕俗酰假托品合酶进行合成，能够抑制糖苷酶活性，具有很好的降糖作用。糖类化合物作为马尿泡根系分泌物中的有效成分，可以通过 SWEET 蛋白将其转运至胞外，维持细胞渗透势的平衡以利于植物生长（胡丽萍等，2017）。而本研究中，打碗花精 B2 在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯诱导后，其含量随着时间的增加而降低；糖类化合物的含量在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯诱导 3 d 后最高，诱导 7 d 后次之。说明，茉莉酸甲酯通过降低打碗花精 B2 的含量，减少对糖类化合物合成的抑制，从而维持马尿泡的生长发育。此外，在 0、150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3 d 和 7 d 后，马尿泡根系分泌出有机酸类、醇类、胺类及酚类等化合物，与马凤鸣等（2011）通过培养大豆（*Glycine max*）幼苗获取根系分泌物，从中分离鉴定出有机酸类、酚类、醇类等种类丰富的化合物成分相似，也与国内文献中报道的根系分泌物成分大体相同（张豆豆等，2014；蔡莹和于晓菲，2022；夏瑞雪等，2024）。不同的是，曹福亮和欧祖兰（2008）发现水杨酸的处理后银杏（*Ginkgo biloba*）幼苗中糖类化合物含量降低。包颖等（2020）发现茉莉酸甲酯对受盐胁迫植物的缓解作用要比水杨酸明显，并且提高了根系中氨基酸的含量。而本研究中，在茉莉酸甲酯诱导后糖类化合物和氨基酸含量升高。说明，茉莉酸甲酯对马尿泡根系代谢物有积极的影响。

α-亚麻酸代谢和植物激素信号转导通路是植物应答非生物胁迫过程中的重要生理功能，参与的代谢物大多为脂质类化合物（Guimaraes ＆ Venancio et al., 2022；张笑等，2024）。

在α-亚麻酸代谢通路中，亚麻酸是茉莉酸合成的直接底物（Tang et al., 2024）。能够通过施加茉莉酸甲酯提高植物脂氧合酶的活性，从而促进亚麻酸的合成（桂连友等，2005）。12-OPDA 作为不饱和脂肪酸，是茉莉酸合成的中间体（Yuho et al., 2024）。江南（2014）等发现 ACOX 和 MFP2 基因在α-亚麻酸代谢过程中参与调控 12-OPDA 的合成。而外源茉莉酸甲酯能够调控相关基因表达促进代谢物合成，提高植物的防御机制（Benevenuto et al., 2019）。Chen 等（2022）发现通过施加茉莉酸甲酯使 PpCOI1、PpJAZ 和 PpMYC2 基因上调，促进了植物中茉莉酸的积累，从而发挥耐寒作用。在植物激素信号转导通路中，茉莉酸异亮氨酸（JA-Ile）由 ABCG16 基因调控合成，能够激活茉莉酸信号，是植物调节环境压力和生长发育的关键机制（Thurow et al., 2020；Lin et al., 2024）。3-吲哚乙酸作为植物体内天然因素，能够参与植物抗氧化调节，促进植物生长（朱振华，2018）。本研究结果显示，在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 7 d 后，马尿泡根系分泌物通路的α-亚麻酸代谢和植物激素信号转导中的茉莉酸含量增加。α-亚麻酸代谢通路中亚麻酸含量在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3 d 后增加，12-OPDA 含量在茉莉酸甲酯处理 7 d 后增加；植物激素信号转导通路中 JA-Ile 含量在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3 d 后上升，3-吲哚乙酸含量在茉莉酸甲酯处理处理 7 d 后升高。以上分析说明，在茉莉酸甲酯诱导下α-亚麻酸代谢和植物激素信号转导通路中的信号分子发生积极响应，通过刺激基因表达促进代谢物的合成，从而适应逆境胁迫。本研究还发现，这两条代谢通路中都有茉莉酸参与，说明这两条通路之间存在密切的联系和相互作用，共同维持着植物体内的物质代谢平衡（张钰麟等，2022）。

在赖氨酸生物合成通路中参与的化合物多为氨基酸。氨基酸可以调节植物的生理代谢过程，平衡细胞渗透压，促进植物生长以及对逆境的适应性（曾鸣谦等，2024；吴依琳等，2024）。研究发现，2-氨基己二酸是赖氨酸生物合成过程中的中间产物，由酵母氨酸分解转化而来，能够调节细胞的渗透压，保持细胞水分，提高植物的抗旱性（Arruda et al., 2000；张翠利等，2022）。酵母氨酸对植物赖氨酸的合成起主要调控作用，能够降解植物中过量的赖氨酸，维持植物赖氨酸浓度的稳定水平（孙晓波等，2013）。天冬氨酸作为赖氨酸生物合成的前体，不仅能够与重金属发生发生螯合反应，还可以增强作物根系的活力，促进植物内源激素的合成和分泌，从而提高植物的生物量和产量（杨晴晴等，2019；赵春宇等，2024）。在本研究中，150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3 d 后，2-氨基己二酸含量升高；处理 7 d 后，酵母氨酸和天冬氨酸含量升高，2-氨基己二酸含量则没有变化。这说明 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯能够促进赖氨酸生物合成通路中氨基酸的合成，对重金属抑制、细胞渗透调节和植物生长方面发挥着重要作用。

4 结论

本研究通过溶液收集 0、150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3、7 d 的马尿泡根系分泌物，共计检测鉴定出 2 921 种化学物质成分。初步探明了马尿泡根系分泌物的化学组成及代谢机制，为后续马尿泡相关物质研究提供了重要的数据基础。结果表明，不同处理下马尿泡根系分泌物组分与含量存在显著差异，在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 3 d 后糖类化合物和有机酸的积累最多；在 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯处理 7 d 后，对生物碱和脂质类化合物的合成有显著促进作用，并且 150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯诱导后代谢物的数量要高于空白处理的数量。这说明茉莉酸甲酯诱导下，导致了根系分泌物化学成分差异性；此外，150 μmol·L^{-1} 茉莉酸甲酯通过调控相关基因表达上调，促进了根系分泌物的合成，提高了马尿泡的防御反应，对马尿泡资源保护有着积极作用。因此，茉莉酸甲酯不仅在一定程度上影响其根系分泌物的化学组成与含量，也对相关基因的表达进行了调控。本研究为马尿泡根系分泌物探究提供了较为全面的基础数据，后期仍有待进一步研究在茉莉酸甲酯作用下马尿泡根系代谢物的机制研究，以期为马尿泡生理活动和资源延续提供一个基于根系分泌物的新视角。

参考文献：

AHLAWAT OP, YADAV D, WALIA N, et al., 2024. Root exudates and their significance in abiotic stress amelioration in plants: a review[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 43(6): 1736–1761.

ARRUDA P, KEMPER E L, PAPES F, et al., 2000. Regulation of lysine catabolism in higher plants[J]. Trends in Plant Science, 5(8): 324-330.

BAO Y, WEI L Y, CHEN C, 2022. Effects of exogenous salicylic acid and methyl jasmonate on the physiological characteristics of *Rosa chinensis* ‘old blush’ under salt stress[J]. Journal of Yunnan Agricultural University(Natural Science), 35(6): 1040-1045. [包颖，魏琳燕，陈超，2022. 水杨酸和茉莉酸甲酯对盐胁迫下月季品种月月粉生理特性的影响[J] .云南农业大学学报(自然科学)，35(6)：1040-1045.]

BENEVENUTO RF, SEIDAL T, HEGLAND SJ, et al, 2019. Transcriptional profiling of methyl jasmonate-induced defense responses in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.)[J]. BMC Plant Biology, 19(1): 70-87.

BA DG, ZHOU YM, LI BY, et al., 2024. Effects of arsenic treatment on seedling growth of *Highland barley*[J]. Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences), 50(2): 24-29. [把德功，周一敏，李冰玉，等，2024. 砷处理对青稞幼苗生长的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版)，50(2)：24-29.]

BAETZ U, MARTINOIA E, 2013. Root exudates: the hidden part of plant defense[J]. Trends In Plant Science, 19(2): 90-8.

BING JH, PAN RZ, 1998. Effects of methyl jasmonate on the germination and degradation of

reserve substances in peanut (*Arachis Hypogaea* L.) seeds[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 6(3): 239-244. [宾金华，潘瑞炽，1998. 甲基茉莉酸酯对花生种子萌发和贮藏物质降解的影响[J]. 热带亚热带植物学报，6(3)：239-244.]

CHEN M D, SUN G, ZHEN QY, et al., 2016. The effects of grazing on root exudates of dominant species in an alpine meadow of the eastern Tibetan Plateau[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 22(4): 555-560. [陈冬明，孙庚，郑群英，等，2016. 放牧强度和短期休牧对青藏高原东部高寒草甸优势物种根系分泌速率的影响[J]. 应用与环境生物学报，22(4)：555-560.]

CAI Y, YU XF, 2022. Study on the ecological effects of plant root exudates[J]. Environmental Ecology, 4 (9): 9-16. [蔡莹，于晓菲，2022. 植物根系分泌物的生态效应研究[J]. 环境生态学，4(9)：9-16.]

CAO FL, OU ZL, 2008. *Ginhgo biloba* seedling tolerance to high-temperature stress using salicylic acid[J]. Journal of Zhejiang Forestry College, 25(6): 756-759. [曹福亮，欧祖兰，2008. 水杨酸对银杏幼苗抗高温胁迫能力的影响[J]. 浙江林学院学报，25(6)：756-759.]

CHEN H, XIAO HY, LU FW，et al., 2022. Methyl jasmonate treatment regulates α-linolenic acid metabolism and jasmonate acid signaling pathway to improve chilling tolerance in both stony hard and melting flesh peaches [J]. Postharvest Biology and Technology, 190: 111960.

CHEN C, HU QQ, YANG KB, et al., 2023. Research progress on the regulation of plantgrowth and development by methyl jasmonate[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 51(12): 1-11. [陈晨，胡秋倩，杨凯波，等，2023. 茉莉酸甲酯调控植物生长发育的研究进展[J]. 江苏农业科学，51(12)：1-11.]

FAROZA N, BADAR J, NOUSHINA I, et al., 2023. Methyl jasmonate influences ethylene formation, defense systems, nutrient homeostasis and carbohydrate metabolism to alleviate arsenic-induced stress in rice (*Oryza sativa*)[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 202: 107990.

GUI LY, CHEN ZM, LIU SS. 2005. Effect of exogenous MJA treatment of tea plants on the growth of geometrid larvae[J]. Scientia Agricultura Sinica, 38(2): 302-307. [桂连友，陈宗懋，刘树生，2005. 外源茉莉酸甲酯处理茶树对茶尺蠖幼虫生长的影响[J]. 中国农业科学，38(2)：302-307.]

GUIMARAES A, VENANCIO A, 2022. The potential of fatty acids and their derivatives as

antifungal agents: a review[J]. Toxins, 14 (3): 188.

GONG LL, FENG X, 2019. Process of pharmacology of *Przewalskia Tangutica* Maxim[J]. Evaluation and Analysis of Drug-Use in Hospitals of China, 19(11): 1406-1408. [贡磊磊，冯欣，2019. 藏药马尿泡药理研究进[J]. 中国医院用药评价与分析，19(11)：1406-1408.]

HU LP, ZHANG F, XU H, et al., 2017. Research advances in the structure, function and regulation of SWEET gene family in plants[J]. Biotechnology Bulletin, 33(4): 27-37. [胡丽萍，张峰，徐惠，等，2017. 植物 SWEET 基因家族结构、功能及调控研究进展[J]. 生物技术通报，33(4)：27-37.]

HU ZP, XU J, ZHOU T, et al., 2021. Methyl jasmonate stimulates the synthesis and accumulation of as perosaponin Vl in theroots of *Dipsacus asper*[J]. Acta Pharmaceutica Sinica, 56(8): 2302-2307. [胡正平，徐娇，周涛，等，2021. 茉莉酸甲酯对川续断根中川续断皂苷VI合成积累的影响[J]. 药学学报，56(8)：2302-2307.]

JIANG N, TAN XF, ZHANG L, et al., 2014. Gene analysis of α-linolenic acid metabolism of *Camellia oleifera* seeds based on RNA-Seq[J]. Scientia Silvae Sinicae, 50(8): 68-75. [江南，谭晓风，张琳，等. 基于RNA-Seq的油茶种子α-亚麻酸代谢途径及相关基因分析[J]. 林业科学，50(8)：68-75.]

LIANG TH, DU XL, LIU YH, et al., 2024. Effects of drought on the characteristics of plant root exudates: a review[J/OL]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 1-20[2024-10-09]. https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2024.03031. [梁天豪，杜旭龙，刘源豪，等，2024. 干旱对植物根系分泌物速率和化学组成的影响研究进展[J/OL]. 应用与环境生物学报，1-20[2024-10-09]. https://doi.org/10.19675/j.cnki.1006-687x.2024.03031.]

LIN C, LANC, LI X, et al., 2024. A pair of nuclear factor Y transcription factors act as positive regulators in jasmonate signaling and disease resistance in *Arabidopsis*[J]. Plant Biology, 66(9): 2042–2057.

LI JJ, FAN MC, SHANGGUAN ZP, 2020. Research advances in the main ecological functions of root exudates[J]. Chinese Bulletin of Botany, 55(6): 788-796. [李佳佳，樊妙春，上官周平，2020. 植物根系分泌物主要生态功能研究进展[J]. 植物学报，55(6)：788-796.]

LEI TX, CAI XJ, ZHOU DW, et al., 2015. Preliminary building the sterile seedling propagation

system of three Solanaceae species with seed[J]. Journal of Chinese Medicinal Materials, 38(3): 447-450. [雷天翔，蔡晓剑，周党卫，等，2015. 3 种茄科植物种子无菌苗繁殖体系的初建[J]. 中药材，38(3)：447-450.]

LIU YC, FANG DH, XU HM, et al., 2024. QTL mapping of alkaloids in tobacco[J]. Acta Agronomica Sinica, 50(1): 42-54.[刘颖超，方敦煌，徐海明，等，2024. 烟草生物碱性状的QTL定位[J]. 作物学报，50(1)：42-54.]

LI YL, HE HP, LIU Q, et al., 2024. Analysis of organic acid components in root exudates and their effects on soil nutrients and enzyme activities[J]. Northern Horticulture(12): 73-79. [李彦林，贺怀鹏，刘菁，等，2024. 不同根系分泌有机酸组分分析及其对土壤养分、酶活性的影响[J]. 北方园艺(12)：73-79.]

MA F, WANG A, WU L, et al., 2011. Identification of soybean root exudates and cloning of the PAL1, PAL2, C4H genes[J]. Crops, 141 (2): 64-71.[马凤鸣，王安娜，吴蕾，等，2011. 大豆根系分泌物的鉴定及 PAL1, PAL2, C4H 的克隆[J]. 作物杂志，141(2)：64-71.]

MA W, TANG S, DENG ZZ, et al., 2022. Root exudates contribute to belowground ecosystem hotspots: A review[J]. Frontiers in Microbiology, 5(13): 937940.

MARUKATAT S, 2023. Tutorial on PCA and approximate PCA and approximate kernel PCA[J]. Artificial Intelligence Review, 56(6): 5445.

PATERSON E, THORNTON B, MIWOOD AJ, et al., 2005. Defoliation alters the relative contributions of recent and non-recent assimilate to root exudation from *Festuca rubra* [J]. Plant Cell Environ, 28 (12): 1525-1533.

QIU Q, LI J Y, WANG JH, et al., 2013. Biomass and root system characteristics and drought resistance of 4 shrubs in Tibetan Plateau under drought stress[J]. Journal of Northwest Forestry University, 28(3): 1-6. [邱权，李吉跃，王军辉，等，2013. 干旱胁迫下青藏高原 4 种灌木生物量和根系变化特征及抗旱性[J]. 西北林学院学报，28(3)：1-6.]

RAN FX, BAO GX, MA XM, et al., 2024. Advances in physiological mechanisms of plants coping with heavy metal stress on the Tibetan Plateau[J]. Modern Agricultural Science Technology(18)：78-84. [冉凤霞，包国霞，马秀梅，等，2024. 青藏高原植物应对重金属胁迫的生理机制研究进展[J]. 现代农业科技(18)：78-84.]

RAMACHANDRA RS, RAVISHANKAR GA, 2022. Plant cell cultures: chemical factories of secondary metabolites[J]. Biotechnol, 20(2): 101-153.

RASI A, SABOKDAST M, NAGHAVI MR, et al., 2024. Modulation of tropane alkaloids' biosynthesis and gene expression by methyl jasmonate in *Datura stramonium* L.: a comparative analysis of scopolamine, atropine, and hyoscyamine accumulation[J]. Life (Basel), 14(5): 618.

SUN XB, YU GH, ZHANG X, et al., 2013. Construction of RNA interference vectors of wheat LKR/SDH gene and genetic transformation[J]. 25(12): 1-6. [孙晓波，余桂红，张旭，等，2013. 小麦LKR/SDH基因RNAi载体构建与遗传转化[J]. 江西农业学报，25(12)：1-6.]

TANG HT, LIN SM, DENG JL, et al., 2024. Engineering yeast for the *de novo* synthesis of jasmonates[J]. Nature Synthesis, 3(2): 224-235.

TIAN G, LIU CL, XU XX, et al., 2023. Effects of magnesium on nitrate uptake and sorbitol synthesis and translocation in apple seedlings[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 196: 139-151.

THUROW C, KRISCHKE M, MUELLER MJ, et al., 2020. Induction of jasmonoyl-isoleucine(JA-Ile) dependent jasmonate ZIM domain (JAZ) genes in NaCl treated *Arabidopsis thaliana* roots can occur at very low JA-Ile levels and in the absence of the JA/JA-Ile transporter JAT1/AtABCG16[J]. Plants, 9(12): 1635.

TANG SL, CHEN SX, WANG Y, et al., 2024. Morphological adaptation to alpine environment of a Chinese endemic species *Cynanchum forresti*[J]. Plant Research, 44(3): 389-399. [唐双龙，陈时鑫，王煜，等，2024. 中国特有种大理白前对高寒环境的形态适应特征[J]. 植物研究，44(3)：389-399.]

VAEZI S, ASGHARI M, FAROKHZAD A, et al., 2022. Exogenous methyl jasmonate enhances phytochemicals and delays senescence in harvestedstrawberries by modulating GABA shunt pathway[J]. Food Chemistry, 393: 133418.

WANG WH, YANG XQ, SHANG ZL, et al., 2022. Comparative metabolomics revealed metabolite differences in bambooShoots (*Chimonobambusa tumidissinoda* Hsueh & T. P. Yiex Ohrnberger) at different growth Stages[J]. Food Science, 44(14): 237–244. [王卫华，杨晓琴，桑正林，等，2022. 比较代谢组学揭示不同生长期筇竹笋的代谢物差异[J]. 食品科学，44(14)：237–244.]

WEN Y, LIAO Y, TANG Y, et al., 2023. Metabolic effects of elicitors on the biosynthesis of tropane alkaloids in medicinal plants[J]. Plants (Basel), 12 (17): 3050.

WANG S, XIE Y, 2004. Red list of Chinese species: Vol. 1 (2004 edition)[M]. Beijing: Higher Education Press: 404. [汪松，解焱，2004. 中国物种红色名录：第 1 卷（2004 年版）[M]. 北京:高等教育出版社：404.]

WU Y, 2023. Genomics ofhigh-altitude adaptation andevolution of *Przewalskia tangutica* (Solanaceae) [D]. Lanzhou: Lanzhou University. [武颖，2023. 茄科马尿泡高海拔适应与演化的基因组学研究 [D]. 兰州：兰州大学.]

WU Q, 2012. Progress in the study of insecticidal active ingredients of Solanaceae plants[J]. Plant Doctor, 25(6): 4-5. [吴琼，2012. 茄科植物杀虫活性成分研究进展[J]. 植物医生，25(6)：4-5.]

WU YL, LI H, MA HN, et al., 2024. Analysis of differentially expressedmetabolites in *Drynaria roosii* rhizome in response to calcium stress[J]. Guihaia, 44(3): 531-540. [吴依琳，李慧，马洪娜，等，2024. 槲蕨根茎响应钙胁迫的差异表达代谢物分析 [J]. 广西植物，44(3)：531-540.]

WU YY, HUANG FK, WEI SM, et al., 2008. Resistance of rice induced by methyl jasmonate torice brown planthopper[J]. Journal of Southern Agriculture, 39(4): 474-477. [吴莹莹，黄凤宽，韦素美，等，2008. 茉莉酸甲酯诱导水稻后对褐飞虱的抗性研究[J]. 南方农业学报，39(4)：474-477.]

WANG ZY, PAN N, LUO Q, et al., 2010. A new type of device and method for collecting plant root exudates[J]. Acta Pedologica Sinica, 47(4): 747-752. [王占义，潘宁，罗茜，等，2010. 一种新型根系分泌物收集装置与收集方法的介绍[J]. 土壤学报，47(4)：747-752.]

WANG JW, XU GL, CHEN YL, et al., 2022. Exogenous methyl jasmonate affects growth and physiology of leafy sweet potato under salt stress[J]. China Cucurbits and Vegetables, 35(6): 69-75. [王建伟，许光龄，陈艳丽，等，2022. 外源茉莉酸甲酯对盐胁迫下菜用甘薯生长生理的影响[J]. 中国瓜菜，35(6)：69-75.]

WANG CS,CHANG XY, SHAO MJ, et al., 2024. Transcriptome analysis of *Valeriana jatamansi* Jones induced by methyl jasmonate [J/OL]. Molecular Plant Breeding, 1-22[2024-10-09].http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230704.1612.023.html. [王晨舒，常箫月，邵明坚，等，2024. 茉莉酸甲酯诱导苗药蜘蛛香转录组分析 [J/OL]. 分子植物育种，1-22[2024-10-09].http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230704.1612.023.html.]

XIE ZH, CI RQZ, YANG ZY, et al., 2023. Research progress on physiological and ecological adaptability of plants to alpine environment[J]. Tibet Science and Technology, 45(6): 11-19. [谢正新，次仁曲宗，杨智永，等，2023. 植物对高寒环境的生理生态适应性研究进展[J]. 西藏科技，45(6)：11-19.]

XIA R X, LIU J, ZHAO WQ, et al., 2024. Differences in the chemical composition and content of root exudates of dominant coniferous and broad leaf tree species in subalpine forests of western Sichuan, China[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 30(1): 26-34.[夏瑞雪，刘佳，赵文强，等，2024. 川西亚高山森林优势针阔树种根系分泌物的化学组分与含量差异[J]. 应用与环境生物学报，30(1)：26-34.]

YANG XJ, ZHANG J, CI RDJ, et al., 2024. Effect of Pb and As interaction on quality of highland barley[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 40(14): 148-156. [杨小俊，张唐伟，次仁德吉，等，2024. 铅砷交互作用对青稞品质的影响[J]. 中国农学通报，40(14)：148-156.]

YUHO N, YUKI M, MAI M, et al., 2024. Identification of “modified OPDA (mo-OPDA)” as a michael adduct of cis-OPDA[J]. Biosci Biotech Bioch, (8): 8.

YANG QQ, WU HY, CHEN SY, et al., 2019. Advances in regulation and connection of lysine metabolism in higher plants[J]. Plant Physiology Journal, 55(12): 1737-1746. [杨晴晴，吴宏玉，陈思予，等，2019. 高等植物中赖氨酸代谢调控及其关联效应研究进展[J]. 植物生理学报，55(12)：1737-1746.]

YANG Y, ZHANG CP, LIU X, et al., 2018. Effects of methyl jasmonate on metabolism of topical alkaloids and expression of relate genes in *Atropa belladonna*[J]. China Journal of Chinese Materia Medica, 43(20): 4044-4049. [杨怡，张翠平，刘兴，等，2018. 茉莉酸甲酯对颠茄托品烷类生物碱代谢及相关基因表达的影响[J]. 中国中药杂志，43(20)：4044-4049.]

YANG N, 2019. The study on metabolism of fatty acids of *Astragalus membranaceus* seeds during seedling morphology[D]. Harbin: Northeast Forestry University. [杨楠，2019. 黄芪种子脂肪酸在幼苗形态建成中的代谢研究[D]. 哈尔滨：东北林业大学.]

YU X, ZHANG W, ZHANG Y, et al., 2019. The roles of methyl jasmonate to stress in plants[J] . Functional Plant Biology, 46(3): 197-212.

ZHAO J, LI FR, LIU WW, et al., 2024. Analysis of key components in Liu Dong tea based on non-targeted metabolomics [J/OL]. Food Science, 1-14[2024-10-09]. http://kns.cnki.net/kcms

/detail/11.2206.TS.20240606.1551.016.html. [赵洁，李富荣，刘雯雯，等，2024. 基于非靶向代谢组学的六堡茶关键特征成分分析[J/OL]. 食品科学，1-14[2024-10-09]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.2206.TS.20240606.1551.016.html.]

ZHANG CL, CHEN ZH, XONG XQ, et al., 2022. Dynamic changes of amino acids in pseudobulbs of *Dendrobium sinense* (Orchidaecea) under drought stress[J]. Molecular Plant Breeding, 20(22): 7604-7612. [张翠利，陈枳衡，宋希强，等，2022. 干旱胁迫下通过代谢组探讨华石斛假鳞茎氨基酸的动态变化[J]. 分子植物育种，20(22)：7604-7612.]

ZHAO CY, WU JP, ZHANG YX, et al., 2024. Effects of exogenous nitrogen on reed rootexudates release and soil nitrification[J]. China Environmental Science, 44(9): 5099-5107. [赵春宇，吴佳鹏，张雨欣，等，2024. 外源氮添加对芦苇根系分泌物释放及土壤硝化作用的影响[J]. 中国环境科学，44(9)：5099-5107.]

ZENG J, LIU X, DONG Z, et al., 2024. Discovering a mitochondrion-localized BAHD acyltransferase involved in calystegine biosynthesis and engineering the production of 3β-tigloyloxytropane[J]. Nature Communications, 15(1): 3623.

ZENG MQ, WU LJ, ZHOU W, et al., 2024. Effects of nitrogen application and high-temperature stress on root configuration and physiological indexes of *Rhododendron* seedlings[J/OL]. Chinese Journal of Ecology, 1-12[2024-10-09]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20240704.2002.008.html. [曾鸣谦，吴丽君，周围，等，2024. 施氮和高温胁迫对杜鹃幼苗根系构型和生理指标的影响[J/OL]. 生态学杂志，1-12[2024-10-09]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20240704.2002.008.html.]

ZHANG CP, 2017. Effect and mechanism of MeJA on tropane alkaloids in *Atropa belladonna* L.[D]. Chongqing: Southwest University. [张翠平，2017. 茉莉酸甲酯对颠茄主要生物碱含量的影响及其机理[D]. 重庆：西南大学.]

ZHANG D, LIANG X, WANG J, 2014. A review of plant root exudates [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 30 (35): 314-320. [张豆豆，梁新华，王俊，2014. 植物根系分泌物研究综述[J]. 中国农学通报，30 (35)：314-320.]

ZHANG X, DING YQ, JI YX, et al., 2024. NADPH oxidase participates in the insect-resistant defense response of *Arabidopsis thaliana* induced by 1-pentene-3-one[J]. Plant Physiology Journal, 60(6): 1027-1034. [张笑，丁玉勤，季亚溪，等，2024. NADPH氧化酶参与 1-戊烯-3-酮诱导的拟南芥抗虫防御反应[J]. 植物生理学报，60(6)：1027-1034.]

ZHANG X, LU X, MA S, et al., 2021. Research on the release mechanism of glucoraphanin and sulforaphane mediated by methyl jasmonate in broccoli hairy roots[J]. In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant, 57: 831-841.

ZHANG Y, LI B, ZHENG D, 2014. Datasets of the boundary and area of the Tibetan Plateau[J]. Acta Geographica Sinica, 69: 164-168.

ZHANG YL, CHEN HF, ZHAO ZP, et al., 2022. Analysis of differential metabolites and related metabolism pathways in long-term fermented kohlrabi fermented for different periods[J]. Food Science, 3(22): 192-198. [张钰麟，陈泓帆，赵志平，等，2022. 长期发酵大头菜差异代谢物及其关联代谢通路分析[J]. 食品科学，43(22)：192-198.]

ZHONG L, MA YM, XUE YK, et al., 2019. Climate change trends and impacts on vegetation greening over the Tibetan Plateau[J]. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 124(14): 7540-7552.

ZHU ZH, 2018. Effects of indoleacetic acid on cadmium uptake, physiology and biochemistry in different maize seedlings[D]. Kunming: Kunming University of Science and Technology.[朱振华，2018. 施用吲哚乙酸对不同玉米品种幼苗镉吸收和生理生化的影响[D]. 昆明：昆明理工大学.]